УДК 591.473.2:594.5:575.31

Л. А. Животовская

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗВИТИИ ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ *

Головоногие моллюски, вероятно, были самыми древними плавающими среди Metazoa (Donovan, 1964). Поскольку развитие локомоторной функции связано у них с приспособлением к активному хищничеству, начавшемуся еще у примитивных форм, рассмотрение вопроса об эволюции локомоторного аппарата важно для понимания филогенеза головоногих.

Локомоция гидробионтов в толще воды возможна при наличии механизма нейтральной плавучести, способного поднять животное над дном, и движителя, создающего пропульсивную силу. Так как у Ectocochlia в поддержании нейтральной плавучести принимает участие раковина, механизм этого процесса достаточно хорошо изучен благодаря наличию большого количества раковин и их отпечатков в геологических осадках. Однако эволюция механизма нейтральной плавучести обычно рассматривается в отрыве от развития локомоторного аппарата, главным образом, в связи с недостатком сведений о структуре мягких тканей, не сохранившихся в ископаемом состоянии.

В настоящей работе предпринята попытка проследить филогенез головоногих исходя из развития комплекса приспособлений к плаванию на основании результатов гистологического исследования движителя.

Существует мнение (Федотов, 1966), что все моллюски берут начало от ползавшего вторичнополостного предка, у которого из вентральной части кожно-мускульного мешка начала формироваться нога. На дорсальной стороне тела, в качестве органа пассивной защиты, из складки покровов образовалась мантия, а далее ее производное — раковина. Еще до сформирования типичной ноги наметилась дивергентная эволюция, в процессе которой у части моллюсков продолжалось развитие приспособлений к медленному движению, что привело к возникновению брюхоногих, двустворчатых, лопатоногих, а часть ответвилась от родоначального дерева и стала приспосабливаться к активному образу жизни. Видимо, на этом этапе и возникли предки головоногих — ксеноконхии (Старобогатов, 1974), начавшие осваивать пелагиаль благодаря структурным перестройкам раковины и возникновению, в связи с этим, механизма нейтральной плавучести. Плавание стало возможным в результате появления движителя, сформировавшегося у древних головоногих из ноги и представлявшего собой двухлопастную воронку, обеспечивающую реактивное движение (Morton, 1958).

Каким образом из ноги червеобразного предка возникла воронка, неясно, известно только, что у современных головоногих она образуется из части зародыша, гомологичной зачатку ноги остальных моллюсков. В онтогенезе нет следов того, что головоногие когда-либо имели ползательную ногу (Федотов, 1966), что подтверждает их раннее ответвление от филогенетического дерева.

Вороночный движитель не мог обеспечивать высоких скоростей плавания. Этому препятствовали также несовершенные гидродинамические параметры наружной раковины, а недостаточная прочность ее стенок не позволяла осваивать глубины океана. Медленно работающий механизм нейтральной плавучести не способствовал маневренности примитивных головоногих. В процессе дальнейшей эволюции раковина многократно подвергалась изменениям, в соответствии с чем возникали многочисленные формы наружнораковинных головоногих с усовершенствованным механизмом нейтральной плавучести и гидродинамикой, часть которых достигла значительного расцвета и характеризовалась высокой подвижностью и способностью проникать в глубины (Morton, 1958; Несис, 1978).

* Статья представлена к публикации жюри 19-й конференции молодых специалистов Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (апрель 1985 г.).

Появление в среднем девоне хрящевых, а в триасе костистых рыб резко ужесточило условия эволюционного развития наружнораковинных головоногих. Рыбы быстро освоили нишу нектобентоса и начали завоевывать адаптивную зону нектона. Несмотря на то, что наружнораковинные головоногие процветали еще длительное время до конца мела, коэволюция с рыбами обрекла их на вымирание (Несис, 1978). Все Ectocochlia с их внутренней организацией оказались нежизненными. Из многочисленного и разнообразного мира наружнораковинных остался один исчезающий род *Nautilus*. Основной причиной их вымирания, видимо, следует считать наличие наружного скелета, ограничивающего развитие гидрореактивного движителя.

Выход на эволюционную арену хрящевых рыб явился стимулом к возникновению первых внутреннераковинных головоногих — белемнитов. Одной из прогрессивных черт их организации было превращение наружной раковины во внутреннюю путем обрастания ее мантией. Последующая редукция раковины, сопровождавшаяся ее облегчением, позволила улучшить маневренные и скоростные качества, а это дало большие преимущества белемнитам по сравнению с современными им аммоноидеями и наутилоидеями (Morton, 1958; Donovan, 1977). Освободившись от наружной раковины, мантия эволюировала из складки покровов в локомоторный орган. Совместно с воронкой она образовала мантийно-вороночный комплекс, работа которого значительно более эффективна по сравнению с вороночным движителем. Судя по низкой организации центральной нервной системы у нынешних Nautiloidea (Шиманский, 1962), ее эволюция происходила в основном у белемнитов, находясь в прямой зависимости от развития локомоторного аппарата.

Дальнейшая эволюция движителя *Cephalopoda*, стимулируемая распространением костистых рыб, сопровождалась отказом от пассивного механизма нейтральной плавучести (Donovan, 1977). Это открыло возможность для полной или частичной редукции внутреннего скелета и привело к образованию современных головоногих, часть которых является активными животными, конкурирующими с быстроплавающими рыбами.

Ввиду того, что головоногие эволюировали как активные хищники, нектогенез является для них прогрессивным путем эволюционного развития, которое продолжается и теперь, судя по небольшому количеству крупных таксонов нектонных кальмаров. Гидрореактивный движитель головоногих, обеспечивающий высокую скорость, представлен мантийно-вороночным комплексом. Внутри мускулистой мантии находится полость, в которую быстро набирается вода через широкую мантийную щель, расположенную вокруг головы. В конце фазы заполнения в результате сжатия мантийной полости вода выталкивается через воронку, регулируемый диаметр которой определяет скорость истечения реактивной струи, а поворот воронки изменяет направление движения.

Подробное гистологическое исследование мантийно-вороночного комплекса дало возможность представить его строение и функцию в целом (Коваль, Животовская, 1984), а сравнительно-экологический анализ 17 видов, далеких в систематическом отношении, позволил установить общие черты строения движителя и выявить особенности, связанные с возникновением нектонной жизненной формы головоногих.

Мантия современных внутреннераковинных подвижных форм представляет собой мощное мышечное образование, на долю которого у наиболее эволюционно продвинутых видов приходится более половины общей массы тела. Эта величина вполне соизмерима с массой локомоторной мускулатуры быстроплавающих рыб. У моллюсков, относящихся к другим классам, мантия, не принимая участия в локомоции, остается складкой покровов, выстилающих раковину.

Устроенная подобно кожно-мускульному мешку червей, мантия головоногих резко отличается от него тем, что редуцированный целом, находящийся в ее полости, не выполняет функцию гидростатического ске-

лета. В связи с этим типичная для кожно-мускульного мешка мускулатура, состоящая у червей из продольных и кольцевых слоев, не могла обеспечить работу гидрореактивного движителя Endocochlia. У них формируется весьма своеобразная мышечная система, состоящая у современных головоногих из кольцевой мускулатуры (составляющей у эунектонных видов около 95 % общей массы мантии) и радиальной, расположенной в виде регулярных септ. Нам не известно существование радиальной мускулатуры у других представителей беспозвоночных. Хотя в литературе такой термин встречается, относится он к мускулатуре, функционально являющейся продольной. Дорсо-вентральные мышцы некоторых червей лишь отдаленно напоминают радиальную мускулатуру головоногих. Появление радиальной мускулатуры в стенке мантии внутреннераковинных моллюсков, видимо, следует считать ароморфозом в эволюции *Cephalopoda*. Радиальные мышечные септы были обнаружены у всех изучавшихся нами видов головоногих вне зависимости от их экологии.

В создании движущей силы гидрореактивным движителем головоногих непосредственное участие принимает кольцевая мускулатура, сокращение которой обеспечивает сжатие мантийной полости и выталкивание воды. Расширение полости и всасывание воды осуществляет радиальная мускулатура. Ее функция становится возможной, во-первых, благодаря пространственному положению радиальных септ, а во-вторых, благодаря наличию в стенке мантии сложной системы соединительнотканных элементов, образующих своего рода полужесткий каркас. Многослойные наружная и внутренняя туники и связывающие их интрамускулярные волокна коллагеновой природы препятствуют увеличению длины мантии. Поскольку мускулатура несжимаема и сохраняет неизменный объем при постоянной длине мантии сокращение радиальной мускулатуры, вызывая сближение туник, приводит к удлинению волокон кольцевой мускулатуры. Таким образом, в мантии формируется система мышц-антагонистов, обеспечивающих как активное сжатие, так и расширение мантийной полости. Мускулатура головоногих моллюсков, образованная гладкомышечными клетками, характеризуется большим периодом расслабления, поэтому необходимость в механизме активного расширения мантии становится еще более очевидной. Эффективность работы гидрореактивного движителя определяется не только степенью развития локомоторной мускулатуры, но и высокой частотой его работы (до 5 Гц), что достигается многими факторами, среди которых рассматриваемый выше механизм расширения играет немаловажную роль.

Описанная нами опорно-двигательная система мантии характерна и для Sepiida, форм наиболее близко стоящих к внутреннераковинным предкам, о чем свидетельствует наличие сепиона. По-видимому, уже у белемнитов мантия имела сходное строение, что и позволило Endocochlia выдержать конкуренцию с рыбами и радиировать по различным экологическим нишам Мирового океана, хотя рыбы обладали осевым скелетом и дифференцированной поперечно-полосатой локомоторной мускулатурой.

Экологическая эволюция внутреннераковинных головоногих, приведшая к образованию различных жизненных форм (и среди них — нектонной), не сопровождалась существенными морфологическими изменениями мантии. В основном имеют место количественные изменения степени развития локомоторной мускулатуры и процентного соотношения кольцевых и радиальных волокон, а также развития специализированных мышц.

У Octopoda, в отличие от Decapoda, благодаря редукции внутреннего скелета, мантия может изменять не только свой диаметр, но и укорачиваться. В ней обнаружена продольная мускулатура, которая функционально является синергистом кольцевой и, сокращаясь, способствует выталкиванию воды из мантийной полости. Она залегает двумя слоями

под наружной и внутренней туниками. Такую особенность строения мантии осьминогов можно объяснить их экологией. Наиболее приспособленными к данному образу жизни оказались те особи, у которых внутренний скелет был максимально редуцирован и, так как он более не препятствовал укорочению мантии, возникла продольная мускулатура. Нам также представляется убедительным предположение Я. И. Старобогатова (1983) о раннем ответвлении осьминогов от родословного дерева, в результате чего Octopoda и Decapoda развивались независимо, с чем можно связать различия в строении их локомоторного аппарата. Продольная мускулатура, обнаруженная нами у Octopoda, имеется и у Decapoda (и возможно, была у их общего предка), но характеризуется иными топографией и степенью развития.

Параллельно с развитием мантии происходит эволюция воронки, которая из органа, создающего пропульсивную силу, превращается в структуру, обеспечивающую регуляцию реакции выбрасываемой струи и коррекцию направления движения. Двухлопастная воронка, подобная таковой у *Nautilus,* срастается и превращается в коническую трубку, способную изменять свой диаметр и пространственное положение. Она образована сложной системой кольцевых, радиальных и залегающих пучками продольных мышц. Различия в строении воронки у видов, отличающихся экологией, незначительны.

Подводя итог, следует сказать, что локомоция головоногих в водной среде стала возможной благодаря появлению наряду с пассивным механизмом плавучести двухлопастной воронки, эффективность которой была невысокой. Вымирание наружнораковинных форм объясняется наличием раковины, препятствовавшей развитию движителя и маневренности, что не позволяло выдержать конкуренции с рыбами. Возникновение мантийно-вороночного комплекса, связанное с отказом от внешней раковины в процессе коэволюции с рыбами, привело к существенному увеличению скоростей и улучшению маневренных качеств головоногих. Для работы гидрореактивного движителя внутреннераковинных как функциональной системы, обеспечивающей локомоцию, необходимо было появление мышц-антагонистов и опорного аппарата, представленного сложно организованной системой соединительнотканных образований. Достижение высокой скорости плавания, наряду с оптимизацией ряда показателей внешнего строения тела, способствует возрастанию массы кольцевой мускулатуры мантии, работа которой определяет силу тяги.

Коваль А. П., Животовская Л. А. Строение сократительного аппарата мантии нектонных кальмаров.— Бионика, 1984, вып. 18, с. 62—65.

Несис К. Н. Эволюционная история нектона.— Журн. общ. биологии, 1978, **39**, № 1, с. 53—65.

Старобогатов Я. И. Ксеноконхии и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков.— Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 3—17.

Старобогатов Я. И. Филогения головоногих моллюсков.— В кн.: Систематика и экология головоногих моллюсков. Л., 1983, с. 8—12.

Федотов М. Д. Эволюция и филогения беспозвоночных животных.— М. : Наука, 1966.— 403 с.

Шиманский В. Н. Общая характеристика головоногих.— В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие. М. : Изд-во АН СССР, 1962, ч. 1, с. 15—29.

Donovan D. T. Cephalopod phylogeny and classification. — Bid. Rev., 1964, **39**, p. 287—295.

Donovan D. T. Evolution of the Dibranchiate Cefalopoda.— Symp. Zool. Soc. London, 1977, N 38, p. 15—48.

Morton G. E. Mollusks.— London : Hutchinson Univ. Libr., 1958.— 232 p.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 17.04.85